

УДК 632.651

Ану РИЙСПЕРЕ*

ЗАВИСИМОСТЬ РАЗВИТИЯ КАРТОФЕЛЬНОЙ И КЛЕВЕРНОЙ НЕМАТОД ОТ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА

Выяснение зависимости развития нематод от физиологического состояния растения требует применения методов экспериментального регулирования метаболизма растений. Нами проведены опыты, в которых интенсивность роста растений регулировалась условиями выращивания: освещенностью, влажностью, температурой и минеральным питанием (Рийспере, 1988, 1989, 1990 а и б). В настоящем сообщении представлены результаты опытов, в которых для изменения физиологического состояния хозяина применялись регуляторы метаболизма. Применение физиологически активных соединений при изучении взаимоотношений между растениями и их паразитами связано, главным образом, с изысканием возможностей для кемотерапии растений, т. е. попыткой найти среди регуляторов метаболизма хозяина ингибиторы развития паразитов системного действия (Peacock, 1960; Dimond, 1965; Davide, Triantaphyllou, 1968; Mjuge, Viglierchio, 1976; Lung, 1988). Сведения об экспериментах, в которых изучалась роль интенсивности или направленности метаболизма растений с целью выяснения требований паразита к хозяину как среде обитания, очень скудные (MacDonald, 1979).

В фитонематологии экспериментальное регулирование метаболизма хозяина использовалось для изучения развития *Meloidogyne incognita* (Davide, Triantaphyllou, 1968; Orion, Minz, 1968; Mjuge, Viglierchio, 1975; Sawhney, Webster, 1979; Badra и др., 1980), *Pratylenchus penetrans*, *P. zaeae*, *Ditylenchus dipsaci* (Krusberg, Blickenstaff, 1964) и *Heterodera trifolii* (Endo, Schaeffer, 1967). Из регуляторов метаболизма изучены кинетин, гидразид малеиновой кислоты, хлорхалинхлорид, причем наиболее основательно — ингибитор синтеза белка гидразид малеиновой кислоты (ГМК). Опыты показывают его подавляющее действие на развитие личинок *Meloidogyne incognita* (Davide, Triantaphyllou, 1968), *M. hapla* (Mjuge, Viglierchio, 1975) и *Pratylenchus vulnus* (Mjuge, Viglierchio, 1976). Подчеркивается перспективность использования антиметаболитов нуклеиновых кислот, к которым относится и ГМК, особенно при изучении питания нематод, образующих синцитии (Endo, Schaeffer, 1967). Важным преимуществом ГМК при использовании его в физиологических исследованиях является нетоксичность в отношении нематод непосредственно — при концентрации ГМК 1000 мг/л среди личинок галловой нематоды встречалось только 5% погибших (Peacock, 1960). То же самое можно утверждать и в отношении хлорхалинхлорида (XXX) — слабые концентрации этого соединения даже повышали восприимчивость растений к *Meloidogyne incognita* и *M. javanica* (Orion, Minz, 1968; Badra и др., 1980), что говорит об отсутствии непосредственной токсичности в отношении личинок.

Для получения информации о реакции картофельной и клеверной нематод на изменения в метаболизме питающих растений нами прово-

* Eesti Teaduste Akadeemia Zooloogia ja Botaanika Instituut (Институт зоологии и ботаники Академии наук Эстонии). 202400 Tartu, Vanemuise 21. Estonia.

дидлись опыты, в ходе которых корни растений обрабатывали следующими физиологически активными веществами: кинетином, ГМК, ХХХ и хлорамфениколом (специфическим ингибитором синтеза белка 70S рибосомами). Выбор кинетина в качестве регулятора метаболизма растения-хозяина обусловлен его принадлежностью к цитокининам, физиологическое действие которых выражается в повышении способности клеток притягивать метаболиты из окружающей ткани. По данным литературы, кинетин может увеличить восприимчивость растений к биотрофным паразитам *Meloidogyne javanica* (Kochba, Samish, 1971) и *Ditylenchus dipsaci* (Krusberg, Blickenstaff, 1964). Сведения о применении хлорамфеникола в нематологических исследованиях отсутствуют.

Так как действие физиологически активных веществ зависит от их применяемого количества, то в опытах все соединения испытывали в четырех возрастающих концентрациях.

Материал и методика

Опыты проводили в вегетационном домике в песчаных культурах (Рийспере, 1979). Растениями-хозяевами служили для картофельной нематоды восприимчивый сорт картофеля 'Сулев' и устойчивый к патотипу Ro 1 сорт 'Спекула', для клеверной нематоды — восприимчивый белый клевер 'Йыгева 4' и устойчивый гибридный клевер 'Йыгева 2'. Растения заражали в 2-недельном возрасте суспензией свежевывлупленных личинок *Globodera rostochiensis* (патотип Ro 1) или *Heterodera trifolii*. Инокулюмы содержали соответственно 1000 и 500 личинок на растение. Физиологически активные вещества прибавляли к основному питательному раствору (смесь Роббинса, 1/2 концентрации) на 4-й день после инокуляции в следующих дозах: кинетин — 0,1, 1, 10, 20 мг/л, ГМК и хлорамфеникол — 2,5, 5, 10, 20 мг/л, ХХХ — 250, 500, 1000, 2000 мг/л. Опыты продолжались три недели начиная со дня заражения. По окончании опытов растения отмывали от песка, взвешивали, корни фиксировали в смеси этанол—уксусная кислота—формалин—вода (15:1:6:40) и окрашивали кислым фуксином в лактофеноле. Песок промывали, промывные воды процеживали для вылавливания освободившихся из корней адульных самцов и самок. В опытах с картофельной нематодой каждый вариант опыта состоял из 8, с клеверной нематодой — 10 растений. Результаты подсчета нематод в корнях обрабатывали статистически путем дисперсионного анализа. Основными параметрами для оценки развития нематод служили их общее количество в корнях и число особей, достигших адульной стадии.

Результаты опытов

Влияние регулирования метаболизма хозяина на развитие картофельной нематоды (табл. 1). Уменьшение численности адульных самок в корнях восприимчивых растений (сорт 'Сулев') свидетельствует об ингибирующем действии ГМК и ХХХ на развитие личинок. При этом не обнаружено фитотоксического влияния этих соединений в пределах применяемых концентраций (табл. 1, сырая масса надземных частей и корней), растения в этих вариантах имели сильноразвитую корневую систему. Следует только отметить изменения в морфогенезе надземных частей после обработки корней 2000 мг/л ХХХ — стебель оставался коротким и листья маленькими.

Хлорамфеникол оказал ингибирующее действие на развитие молодых самок при дозе 5 мг/л; с повышением концентрации ингибирующее действие исчезало. Имея в виду специфическое действие хлорамфеникола на метаболизм клетки — ингибирование синтеза белка только в 70S рибо-

Таблица 1

Влияние обработки корней картофеля кинетином, гидразидом малеиновой кислоты, хлорхолинхлоридом или хлорамфениколом на развитие картофельной нематоды

Вариант опыта	Количество нематод в 8 растениях							Сырая масса одного растения, г		
	Всего	Личинки			Самцы взрос- лые	Самки		надз. часть	корни	
		II ст.	III ст.	IV ст.		IV ст.	молодые			
		'Сулев'								
Контроль	1044	78	221	265	187	153	140	3,26	4,01	
Кинетин, мг/л 0,1										
1,0	694	7	49	387	18*	67	166	3,18	3,42	
10	744	10	56	482	2*	55	139	3,43	4,57	
20	784	28	128	196	231	83	118	3,10	3,79	
	416*	11	44	271	4*	35	51*	3,16	3,85	
ГМК, мг/л 2,5	719	37	105	196	205	61	115	3,30	3,52	
5	687	29	67	451	18*	34	88	3,36	3,62	
10	546*	36	94	359	3*	24	30*	3,39	3,61	
20	642*	88	176	251	39*	61	27*	3,41	3,82	
XXX, мг/л 250	914	90	315	319	97	84	9*	3,34	4,28	
500	668	145	268	158	51*	28	18*	3,37	3,94	
1000	429*	57	164	121	28*	36	23*	3,48	3,41	
2000	409*	108	242	47	12*	0	0	4,20	3,94	
Хлорамфеникол, мг/л 2,5	754	41	103	258	195	76	81	3,12	3,95	
5	623	7	65	318	104	59	70*	3,72	3,83	
10	833	9	31	309	242	44	198	3,55	3,48	
20	759	5	60	338	131	46	179	4,40	3,49	
		'Спекула'								
Контроль	827	385	271	140	31	0	0	2,31	3,25	
Хлорамфеникол, мг/л 2,5	173*	42	46	72	13	0	0	2,96	2,46	
5	226*	103	67	36	20	0	0	2,77	1,82*	
10	433	210	114	55	55	0	0	3,36	2,48	
20	349*	117	84	58	90	0	0	3,53	2,72	

* Отличие от контроля достоверно при 5%-ном уровне значимости.

сомах, можно предполагать, что под его влиянием наблюдается меньшее нарушение жизнедеятельности питающих клеток, чем под влиянием ГМК и XXX. По росту скорости развития самок (адультные самки в вариантах с 10 до 20 мг/л хлорамфеникола составляли 23,8 и 23,6% от всей популяции в корнях, в контрольных растениях 13,4%) можно судить об улучшении условий питания личинок под влиянием хлорамфеникола. Следует также отметить более крупные размеры адультных самок в этих вариантах по сравнению с таковыми в контроле.

Определенный интерес представляет влияние кинетина на развитие личинок картофельной нематоды. В отличие от литературных данных об улучшении условий развития биотрофных паразитов, результаты наших опытов не показали положительного влияния кинетина на развитие картофельной нематоды. Доза 20 мг/л оказала даже сильное ингибирующее действие. Хотя при этом нельзя не отметить, что в варианте 0,1 мг/л относительное количество молодых самок в популяции увеличилось — они составляли 23,9% от общего числа нематод, в контрольных растениях — 13,4%.

На устойчивом сорте 'Спекула' из ингибиторов метаболизма растений испытывалось влияние хлорамфеникола. Ослабление физиологического состояния растений привело к уменьшению зараженности корней.

При этом внимание привлекает увеличение числа самцов-адултов при самой высокой дозе хлорамфеникола. Это явление в какой то мере напоминает улучшение условий развития личинок в восприимчивом сорте, но при этом необходимо указать на полное отсутствие самок. Этим еще раз подтверждается мнение, что генетически детерминированная сортовая устойчивость не зависит от физиологического состояния питающих растений.

Влияние регулирования метаболизма хозяина на развитие клеверной нематоды (табл. 2 и 3). По сравнению с картофельной нематодой клеверная нематода оказалась менее чувствительной к ингибированию метаболизма в питающей ткани. Развитие личинок в молодые самки в корнях восприимчивого сорта 'Йыгева 4' подавлялось под влиянием ГМК только при 20 мг/л и ХХХ начиная с дозы 0,5 г/л. По увеличению числа молодых самок можно предполагать даже улучшение условий питания личинок при концентрациях ГМК 2,5 и 10 мг/л. Следует только отметить, что в этих вариантах самки оказались мельче по сравнению с контрольными. На основе полученных результатов можно допустить, что развитие клеверной нематоды задерживается только при сильном ингибировании белкового синтеза в питающей клетке.

Наряду с ингибирующим действием ГМК и ХХХ внимание привлекает увеличение восприимчивости растений клевера после обработки корней хлорамфениколом. Увеличение зараженности растений и численности молодых самок указывает на заметное улучшение условий питания личинок. Самки в этих вариантах оказались крупными и с круглой формой тела.

Обработка корней кинетином не оказала положительного влияния и на развитие личинок клеверной нематоды. Увеличение общей зараженности при концентрации 0,1 мг/л оказалось статистически недостоверным. Ингибирование развития личинок при дозах 10 и 20 мг/л связано, по всей вероятности, с фитотоксичностью этих концентраций (табл. 2, сырая масса растений).

При рассмотрении данных о влиянии регуляции метаболизма хозяина на развитие нематод в устойчивом гибридном клевере 'Йыгева 2' внимание привлекает способность значительного количества личинок развиваться до стадии молодых самок. Следует отметить, что обнаруженные молодые самки оказались мелкими и, по данным предварительных опытов, неспособными образовать цисты, т. е. завершить полный цикл развития. В корнях клевера 'Йыгева 2', где развитие нематод было заторможено из-за генетической несовместимости, влияние ингибиторов проявлялось менее четко. Хотя при дозах ХХХ 1 и 2 мг/л можно было наблюдать изменения, сходные с изменениями у белого клевера 'Йыгева 4' (уменьшение числа молодых самок, и в вариантах с добавлением хлорамфеникола 2,5 и 5 мг/л увеличение общей зараженности корней) различия от контроля оказались статистически недостоверными. Также под влиянием кинетина не наблюдалось улучшения условий развития личинок.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы:

1) Сильное ингибирование синтеза белка в корнях растения-хозяина ухудшает условия питания обоих видов нематод, что выражается в подавлении развития личинок в адультные самки. Умеренный стресс в жизнедеятельности питающих тканей улучшает доступность питательных веществ для личинок, особенно клеверной нематоды. Стимуляция метаболизма в питающих клетках (кинетин), увеличивающая восприимчивость растений к некоторым видам биотрофных нематод, для картофельной и клеверной нематод остается без эффекта.

2) Сравнение изучаемых видов нематод между собой показывает их различные требования в отношении интенсивности метаболизма питающих

Таблица 2

Влияние обработки корней белого клевера 'Иыгева 4' кинетином, гидразидом малеиновой кислоты, хлорхолинхлоридом или хлорамфениколом на развитие клеверной нематоды

Вариант опыта	Количество нематод в 10 растениях					Сырая масса одного растения, г	
	Всего	Личинки			Молодые самки	надз. часть	корни
		II ст.	III ст.	IV ст.			
Контроль	1327	109	373	757	88	1,76	0,77
Кинетин, мг/л 0,1	1937	341	577	921	98	1,51	0,88
1	1587	167	395	944	81	1,10*	1,06
10	1538	310	486	715	27*	0,40*	0,42*
20	1265	249	413	536	67	0,35*	0,26*
ГМК, мг/л 2,5	1518	128	470	751	169*	1,78	0,75
5	1632	106	407	1058	61	1,66	0,65
10	1821	95	525	1045	156*	1,63	0,58
20	1095	151	394	508	42*	1,19*	0,36*
XXX, мг/л 250	1786	211	614	870	91	2,00	1,04*
500	1668	374	623	637	34*	1,41	0,90
1000	868	168	350	337	13*	0,90*	0,59
2000	1157	279	567	331	0	0,82*	0,50*
Хлорамфеникол, мг/л 2,5	2184*	57	481	1223	423*	1,86	0,76
5	2511*	57	557	1512	385*	1,61	0,61
10	2574*	93	542	1532	407*	1,15*	0,36*
20	1730	65	384	1064	217	0,62*	0,24*

* Обозначения см. в табл. 1.

Таблица 3

Влияние обработки корней гибридного клевера 'Иыгева 2' кинетином, гидразидом малеиновой кислоты, хлорхолинхлоридом или хлорамфениколом на развитие клеверной нематоды

Вариант опыта	Количество нематод в 10 растениях					Сырая масса одного растения, г	
	Всего	Личинки			Молодые самки	надз. часть	корни
		II ст.	III ст.	IV ст.			
Контроль	710	14	260	389	47	1,48	1,01
Кинетин, мг/л 0,1	760	67	321	324	48	1,34	1,17
1	704	4	136	510	54	1,14	1,16
10	558	25	262	255	16	0,34*	0,34*
20	609	31	260	308	10	0,36*	0,30*
ГМК, мг/л 2,5	455	70	305	76	4*	1,41	0,79
5	871	79	352	404	36	1,49	0,64
10	743	98	297	316	32	1,28	0,46*
20	736	68	278	362	28	0,67*	0,25*
XXX, мг/л 250	643	37	310	278	18	1,66	1,43
500	578	43	213	287	35	1,47	1,03
1000	517	54	275	175	13	1,00	1,11
2000	376	31	179	170	0	0,34*	0,17*
Хлорамфеникол, мг/л 2,5	1071	80	416	505	70	1,24	0,80
5	1089	90	356	573	70	1,39	0,74
10	748	101	386	227	34	0,79*	0,51*
20	563	95	208	239	21	0,50*	0,29*

* Обозначения см. в табл. 1.

клеток: картофельная нематода более чувствительна к ингибированию метаболизма хозяина, чем клеверная. По сравнению с другими фитонематодами-биотрофами — *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* или *Ditylenchus dipsaci* — картофельная и клеверная нематоды более зависимы от активности жизнедеятельности питающей ткани. Степень такой зависимости, по всей вероятности, в значительной мере определяется образом жизни паразита (седентарный или эррантный), а также видом питающей ткани (паренхима первичной коры, лишенная меристематической активности). Картофельная и клеверная нематоды как седентарные формы питаются за счет одних и тех же клеток паренхима, которые должны обеспечить личинок нужным количеством пищи до завершения полного цикла развития. Поэтому и понятны более высокие требования этих видов в отношении уровня метаболической активности питающих клеток.

3) Изменение физиологического состояния хозяина с помощью указанных регуляторов метаболизма не вызывает потери сортовой или видовой устойчивости к этим нематодам.

ЛИТЕРАТУРА

- Руйснере А. Ю. 1979. К вопросу экспериментального изучения постинвазионных взаимоотношений между фитонематодами и растениями. В кн.: Принцип и методы изучения взаимоотношений между паразитическими нематодами и растениями. Тарту, 105—114.
- Руйснере А.-Л. 1988. Влияние уменьшения ассимиляционной поверхности и интенсивности освещения растения-хозяина на развитие картофельной нематоды. — Изв. АН ЭССР. Биол., 37, № 1, 36—43.
- Руйснере А. 1989. Влияние водного режима растения-хозяина на развитие картофельной нематоды. — Изв. АН Эстонии. Биол., 38, № 4, 274—284.
- Руйснере А. 1990 а. Влияние температурного режима выращивания растения-хозяина на развитие картофельной нематоды. — Изв. АН Эстонии. Биол., 39, № 1, 21—27.
- Руйснере А. 1990 б. Влияние минерального питания растения-хозяина на развитие картофельной нематоды. — Изв. АН Эстонии. Биол., 39, № 3, 196—204.
- Badra, T., Khattab, M. M., Stino, G. 1980. Influence of sub- and supra-optimal concentrations of some growth regulators on growth of guava, phenol status, nitrogen concentration and numbers of *Meloidogyne incognita*. — Nematologica, 26, № 2, 157—162.
- Davide, R. G., Triantaphyllou, A. C. 1968. Influence of the environment on development and sex differentiation of root-knot nematodes. III. Effect of foliar application of maleic hydrazide. — Nematologica, 14, № 1, 37—46.
- Dimond, A. E. 1965. Natural models for plant chemotherapy. — In: Advances Pest Control Res., 6. New York; London; Sydney, 127—169.
- Endo, B. Y., Schaeffer, G. W. 1967. Response of *Heterodera trifolii* in red clover roots to azauracil and other inhibitors. — Phytopathology, 57, № 6, 576—579.
- Kochba, J., Samish, R. M. 1971. Effect of kinetin and 1-naphthylacetic acid on root knot nematodes in resistant and susceptible peach root-stock. — J. Amer. Soc. Hort. Sci., 96, № 4, 458—461.
- Krusberg, L. R., Blickenstaff, M. L. 1964. Influence of plant growth regulating substances on reproduction of *Ditylenchus dipsaci*, *Pratylenchus penetrans* and *Pratylenchus zaei* on alfalfa tissue cultures. — Nematologica, 10, № 1, 145—150.
- Lung, G. 1988. Einfluß von Bioregulatoren auf die Wirtspflanzen-Parasit-Interaktion bei Zystenbildenden und stengelparasitierenden Nematoden. — Meded. Fac. landbouwetensch. Rijksuniv. Gent, 53, № 28, 847—858.
- MacDonald, D. 1979. Some interactions of plant parasitic nematodes and higher plants. — In: Ecology of Root Pathogens. Amsterdam et al., 157—178.
- Mjuge, S. G., Viglierchio, D. R. 1975. Influence of growth promoters and inhibitors on tomato plants infected with *Meloidogyne incognita* and *M. kapla*. — Nematologica, 21, № 4, 476—477.
- Mjuge, S. G., Viglierchio, D. R. 1976. Effects of physiological manipulations on the *Pratylenchus vulnus*-*Daucus carota* interactions. — Nematologica, 22, № 2, 217—218.

- Orion, D., Minz, G. 1968. The influence of systemic plant growth substances on the galls induced by the root knot nematode *Meloidogyne javanica*. — *Phytopathology*, 58, N° 3, 384.
- Peacock, F. C. 1960. Inhibition of root-knot development on tomato by systemic compounds. — *Nematologica*, 5, N° 4, 219—227.
- Sawhney, R., Webster, J. M. 1979. The influence of some metabolic inhibitors on the response of susceptible/resistant cultivars of tomato to *Meloidogyne incognita*. — *Nematologica*, 25, N° 1, 86—93.

Поступила в редакцию
20/VII 1990

Anu RIISPERE

GLOBODERA ROSTOCHIENSIS'E JA HETERODERA TRIFOLII ARENGU SÖLTUVUS PEREMEESTAIME AINEVAHETUSE INTENSIIVSUSEST

Kartuli kiduussiga (*Globodera rostochiensis*, patotüüp Ro1) ja ristiku kiduussiga (*Heterodera trifolii*) nakatatud taimi (kartulisordid: sustseptiline 'Sulev' ja resistentne 'Spekula'; ristikud: sustseptiline valge ristik 'Jõgeva 4' ja resistentne roosa ristik 'Jõgeva 2') kasvatati liivkultuuris, ainevahetuse regulaatorid lisati toitelahusele pärast taimede nakatamist. Kasutati järgmisi füsioloogiliselt aktiivseid aineid: kinetiini 0,1, 1, 10, 20, maleiinhüdrasiidi 2,5, 5, 10, 20, kloorkoliinkloriidi 250, 500, 1000, 2000, klooramfenikooli 2,5, 5, 10, 20 mg/l. Ainevahetuse inhibiitorid maleiinhüdrasiid ja kloorkoliinkloriid pidurdasid nii kartuli kui ka ristiku kiduussi emasisendite arengut, kusjuures enam inhibeeritud oli kartuli kiduussi areng. Klooramfenikooli lisamine kutsus esile kartuli kiduussi emaste arengu pidurduse ainult nõrgemate kontsentratsioonide kasutamisel, ristiku juurtes aga emaste kiire arengu, mis osutab larvide toitumistingimuste paranemisele juurte metaboliitilise aktiivsuse pidurdumise korral. Stimulaator kinetiin pidurdas emasisendite arengut mõlemal liigil.

Kartuli kiduussi suurem tundlikkus ainevahetuse pidurdumisele toivas koes viitab selle liigi kaugemale arenenud biotroofsusele ristiku kiduussiga võrreldes.

Katsed resistentsete taimedega näitasid, et sordiline või liigiline resistentsus nende parasiitide suhtes ei ole seotud taimede ainevahetuse intensiivsusega.

Anu RIISPERE

THE INFLUENCE OF THE HOST'S METABOLIC ACTIVITY ON THE DEVELOPMENT OF *GLOBODERA ROSTOCHIENSIS* AND *HETERODERA TRIFOLII*

Potato cultivars 'Sulev' (susceptible) and 'Spekula' (resistant to pathotype Ro1), white clover cv. 'Jõgeva 4' (susceptible) and Swedish clover cv. 'Jõgeva 2' (resistant) were grown in sand cultures, and metabolic regulators were added to the nutrient solution after its infection with larvae of *Globodera rostochiensis* and *Heterodera trifolii*. The following compounds were used: kinetin 0.1, 1, 10, 20; maleic hydrazide 2.5, 5, 10, 20; chlorcolinchloride (CCC) 250, 500, 1000, 2000; chloramphenicol 2.5, 5, 10, 20 p.p.m. Growth retardants maleic hydrazide and CCC inhibited the development of the females of *Globodera rostochiensis* and *Heterodera trifolii*. The inhibitory effect of chloramphenicol was remarkable only on *Globodera rostochiensis*. The development of *Heterodera trifolii*, however, accelerated after the treatment of the roots with this compound — the number of adult females increased markedly. It indicates that the nutrition of larvae improved in clover roots under the conditions of moderate inhibition of the metabolic activity of the host. Stimulation of metabolism of the roots with kinetin inhibited the development of the females of both species.

Under the conditions of low metabolic activity of the host the development of *G. rostochiensis* is more notably inhibited than that of *H. trifolii*. It might suggest that the nutrition of the former is more dependent upon the host metabolism.

The experiments with resistant plants suggest that the genetically determined resistance of cultivars (potato) or species (clover) of host plants is not affected by their physiological state.